

Melanargia lachesis HÜBNER 1790
est-elle une espèce différente de
Melanargia galathea LINNAEUS 1758, oui ou non ?

Sigbert WAGENER

Hemdener Weg 19, D-4290 Bocholt.

Summary

The author shows that *Melanargia galathea* and *Melanargia lachesis* are two clearly distinct species.

Zusammenfassung

Der Autor zeigt auf, daß *Melanargia galathea* und *Melanargia lachesis* zwei klar unterschiedene Arten sind.

Résumé

L'auteur montre que *Melanargia galathea* et *Melanargia lachesis* sont deux espèces nettement différentes.

1. La situation

Melanargia galathea a été décrite par Carolus LINNAEUS 1758 dans son «Systema naturae» (editio 10 : 474, n° 99) sous le nom de «*Papilio Nymphalis Galathea*». Locus typicus : Allemagne.

Dans ses «Beiträge zur Geschichte der Schmetterlinge» Volume 2, Part 3 : 70 ; Pl. 3, fig. 1 et 2, Jakob HUEBNER 1790 a publié «*Pap. Lachesis*» «du Languedoc» en remarquant qu'il n'y a aucun doute quant à son identité spécifique («Gattungsrechte»). Effectivement, par la suite aucun auteur n'a plus mis en doute la validité spécifique de *Melanargia lachesis* – jusqu'à ce que HIGGINS 1969 publie dans *Alexandor* 6 : 85-90 ses «Observations sur les *Melanargia* dans le Midi de la France». HIGGINS & RILEY 1970 dans «A Field Guide to the Butterflies of Britain and Europe» ne font plus figurer *Melanargia lachesis* que comme sous-espèce de *Melanargia galathea*. Enfin HIGGINS & HARGREAVES soutiennent encore cette opinion en 1983 dans «The Butterflies of Britain and Europe», page 139. Dans l'édition en langue allemande du «Field Guide», FORSTER s'est rallié en 1971 (p. 114) à

l'opinion de HIGGINS. Dans son article «Rearing *Melanargia galathea* (L.) and *M. lachesis* (HUEBNER)», TILLEY 1983 a lui aussi soutenu l'identité spécifique de *galathea* et *lachesis*.

2. Répartition allopatrique et sympatrique de *M. galathea* et *M. lachesis*

L'auteur du présent travail a visité en 1983 la plupart des localités du Midi de la France citées par HIGGINS 1969 afin de se faire sur place une idée de la répartition géographique des deux *Melanargia*. Malheureusement gênées par le mauvais temps, ses recherches se sont étendues aux départements suivants : Ardèche, Bouches-du-Rhône, Gard, Hérault, Aude et Pyrénées-Orientales. Elles ont abouti aux résultats que voici :

- 1) Il est exact que «les aires géographiques de *galathea* et de *lachesis* sont séparées par des limites brusques et bien définies» (HIGGINS 1969).
- 2) Contrairement à ce qu'écrit HIGGINS 1969, il est toutefois aussi exact que les aires de *lachesis* et de *galathea* se chevauchent sur le plan tant local que régional.

VARIN 1950 : 342 et GAILLARD 1959 : 85 avaient déjà attiré l'attention sur ce fait de façon parfaitement claire. Pour le département du Gard, GAILLARD 1959 : 85 cite les localités de Le Cailar et Mas d'Anglas (*galathea paludosa* VARIN et *lachesis lachesis* HUEBNER) ainsi que St-Laurent de Carnols (*galathea galathea* et *lachesis lachesis*). HIGGINS lui-même (1969, Pl. III et IV) représente à la Fig. 3 un mâle indiscutable de *lachesis* et à la Fig. 6 une femelle tout aussi indiscutable de *galathea paludosa*, tous deux provenant de Le Cailar, sans les avoir déterminés comme tels.

Dans les Pyrénées-Orientales, *galathea* vole à Sahorre (vallée voisine de celle de Vernet-les-Bains, à l'ouest) au milieu de populations de *lachesis canigulensis* BRAMSON. Et le Dr. R. MAZEL, de l'Université de Perpignan, a écrit à l'auteur le 21.8.1984 : «En bordure de la forêt de Boucheville, un biotope relativement humide à *M. galathea* vient au contact de zones plus sèches à *M. lachesis*. Les 2 espèces (?) sont parfaitement distinctes mais quelques individus portent des caractères intermédiaires ou composites dans la zone de sympatrie qui paraît très réduite. Une situation semblable, avec sympatrie un peu plus étendue, s'observe dans une petite vallée à quelque distance de la même forêt.

Dans le département voisin de l'Aude, le contact entre les 2 espèces s'étend beaucoup plus ; nous avons encore observé des formes intermédiaires diverses en petit nombre. Dans l'Hérault et le Gard, les individus supposés hybrides seraient très rares ou absents» (cf. DUFAY & MAZEL 1981).

En Espagne, l'auteur du présent travail sait que *lachesis* et *galathea* volent ensemble à 15 km au NE de Burgos, à Oña et à une place entre Posa de la Sal et Terminon (Burgos), à Riaño (Léon), ainsi que dans les Asturies à Puerto de Pajares.

HIGGINS 1969 : 88 dit qu'il a découvert le 14.7 sur la route N 118 près de Pomas (à 9,5 km NNE de Limoux, dépt. Aude) une colonie abondante de *galathea* dont les exemplaires étaient en grande partie défraîchis à cette date. A 800 m environ de là, il a trouvé près de Pomas un chemin herbeux où *lachesis* volait en compagnie d'exemplaires défraîchis de *galathea*.

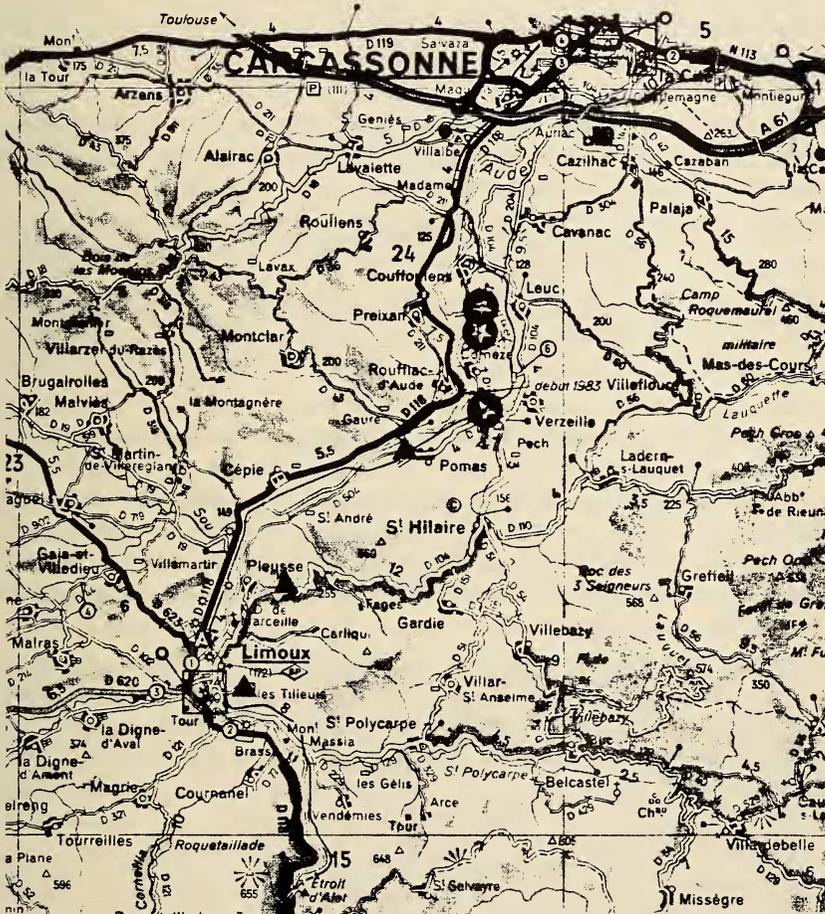


Fig. 1. Répartition de *Melanargia galathea* L. ▲ et de *M. lachesis* Hbn., sympatrique avec *M. galathea* L., ★ dans la vallée de l'Aude au sud de Carcassonne.

L'auteur du présent travail quant à lui a trouvé *galathea* (Fig. 1) sur le versant sud-ouest de la vallée de l'Aude, au-dessus de la ville de Limoux, à 250 m d'altitude, le 21.6.83 : mâles fraîchement éclos ; de même, le 22.6.83, au bord de la route D 104, à l'est de la localité de Pieusse, à 250 m d'altitude. Plus loin sur cette route, au-dessus de St-Hilaire et jusqu'à Verzeille, il n'a pas vu de *Melanargia*. Mais là où, entre Verzeille et Pomas, la D 143 se détache de la D 43 et traverse la voie ferrée (à 180 m d'altitude), il a trouvé une population abondante de *lachesis* frais et des *galathea* en moins grand nombre, tout aussi frais. La même situation s'est présentée à lui le long de la D 143 sur env. 4 km jusqu'à la localité de Couffoulens. Les deux côtés de la route sont bordés de vignobles, de sorte que l'espace vital des *Melanargia* est limité aux talus herbeux de la route. Il n'y avait pas de *Melanargia* le long de la route D 104 de Couffoulens à Verzeille (sans doute parce que le ciel était couvert).

Comme HIGGINS, l'auteur n'a trouvé le 22.6.83 au nord de Carcassonne que des *lachesis* isolés au bord de la D 620 à partir de là où elle se sépare de la D 118 jusqu'à Caunes-Minervois.

L'auteur peut donc confirmer les observations de HIGGINS 1969 mais il ne peut se rallier à ses conclusions.

Les *galathea* défraîchis observés par HIGGINS le 14.7. n'avaient nullement besoin de se rendre à 800 m de leur biotope au bord de la route N 118 pour arriver au biotope où volait *lachesis* au NE de Pomas : ils se trouvaient d'emblée avec *lachesis* à l'intérieur d'un même biotope de ponte, comme le prouvent les mâles fraîchement éclos de *galathea* et de *lachesis* que l'auteur y a rencontrés le 22.6.83. Le fait de s'éloigner à une telle distance (800 m) du biotope de ponte est en contradiction avec toutes les observations connues sur les colonies de *Melanargia*. Ces papillons sont toujours très fidèles à leur localité et ne s'éloignent de leur biotope de ponte que de 100 à 200 m, pour chercher une place mieux à l'abri du vent ou des fleurs où butiner.

La répartition originale de *galathea* et *lachesis* dans le Midi de la France est, de l'avis de l'auteur, attribuable non seulement à des processus chorologiques historiques pendant la dernière période glaciaire et post-glaciaire, mais provient aussi des exigences différentes des deux espèces envers leur environnement, spécialement en ce qui concerne certains facteurs climatiques. La présence de telle graminée déterminée ne joue aucun rôle à cet égard puisque les espèces du genre *Melanargia* ne sont pas fixées à telle ou telle graminée, quand bien même on cite toujours *Phleum pratense* pour *galathea* et *Lamarckia aurea* pour *lachesis*. Il est bien plus frappant de constater que – sauf dans les Pyrénées-Orientales et en Espagne – *lachesis* ne se rencontre pour ainsi dire plus au-dessus de

300 m d'altitude. Sa répartition dans le Midi de la France correspond à peu près exactement à celle de la garrigue méditerranéenne.

M. lachesis préfère plutôt les terrains ouverts, *galathea* les terrains à prairies cloisonnées parsemées de buissons. A cet égard, les expériences de GAILLARD 1959 : 85 sont intéressantes : il a en effet introduit dans la garrigue de Nîmes une fois des œufs et une autre fois de jeune chenilles de *galathea paludosa*. Résultat : la première année, à l'époque de vol normale, sont éclos des papillons plus petits et plus clairs : les *paludosa* étaient devenus des *galathea* ! La deuxième année, on ne trouvait plus aucun descendant. Contrairement à *lachesis*, *galathea* se trouve en règle générale au-dessus de 250 m d'altitude. Vice-versa, *lachesis* évite les zones marécageuses proches de la mer, avant les côtières. On suppose que *galathea* a besoin d'un certain degré d'humidité, surtout comme chenille néonate (celle-ci éclôt peu après la ponte mais ne commence à s'alimenter qu'à partir d'octobre-novembre) et ensuite comme imago. *M. galathea paludosa* n'est probablement qu'une forme écologique de *galathea*, frappante par sa taille, parce que les chenilles ont pu se nourrir pendant tout l'hiver sans longues interruptions dues aux conditions climatiques particulières qui règnent dans les zones marécageuses.

Dans les Pyrénées-Orientales, *lachesis canigulensis* monte jusqu'à 1500 m d'altitude, et même jusqu'à 1900 m au Col de Puymorens, devenant toujours plus petit et plus sombre avec l'altitude.

3. Le problème des «intermédiaires» entre *galathea* et *lachesis*

L'auteur du présent travail ne peut qu'insister sur ce que HIGGINS 1969 écrit à la page 89 : «Nous n'avons pas constaté d'hybridation régulière (formation d'intermédiaires) dans les zones de contact» et «chaque colonie observée pouvait être sans difficulté identifiée soit comme *galathea* soit comme *lachesis*». Dans tous les cas, il est facile de distinguer *galathea* de *lachesis*, non seulement par sa taille inférieure, mais encore par son aire centrale : à la face supérieure de l'aile postérieure, celle-ci est toujours, chez *galathea*, remplie d'une teinte sombre entre la bande proximale et la bande distale dans les champs 1c, 2 et 3. Même quand les bandes distale et proximale de la face supérieure manquent complètement – VARIN 1948 Pl. VII, Fig. 1 et 2 présente de tels exemplaires – *galathea* reste toujours reconnaissable comme tel par le développement caractéristique de l'ombre basale à la face supérieure de l'aile antérieure dans les champs 1a, 1b et 2 et dans le champ 1c à la face supérieure de l'aile postérieure, ce qui permet de le distinguer des *lachesis* ressemblants. Même chez les *lachesis* les plus foncés, ces écailles sombres de l'aire centrale des ailes antérieures et

postérieures (face supérieure) sont absentes, et l'ombre basale dans le champ 1c du dessus de l'aile postérieure ne dépasse pas distalement la bande proximale. Il suffit pour cela de comparer la figure 2 avec la figure 7 de la planche III de HIGGINS 1969.

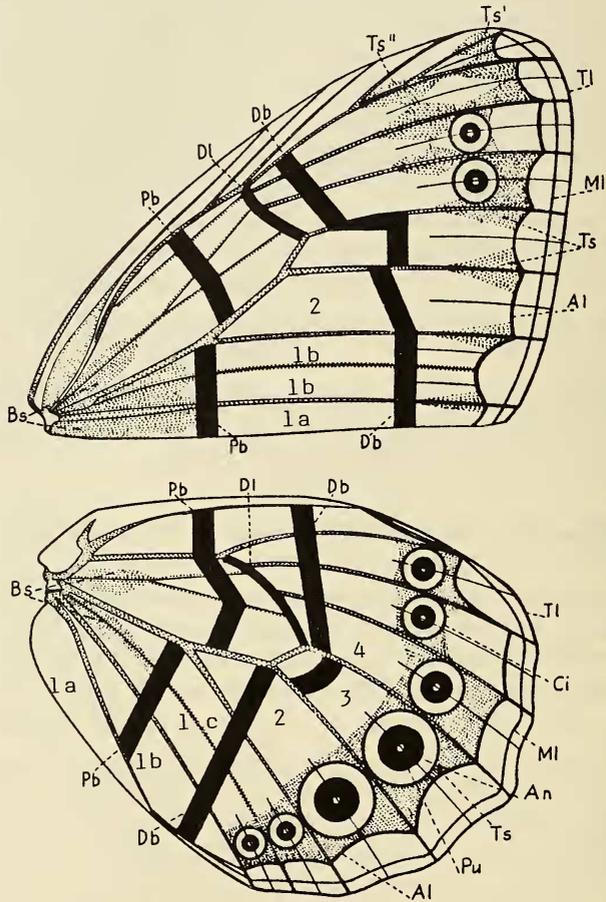


Fig. 2. Eutype du dessin des ailes dans le genre *Melanargia*.

Al = ligne antémarginale ; An = anulus ; Bs = ombre basale ; Ci = circulus ; Db = bande distale ; Dl = ligne docoïdale ; MI = ligne marginale ; Pb = bande proximale ; Pu = pupille ; Tl = ligne terminale ; Ts = ombre terminale ; Ts' = série de taches terminales sur les ailes antérieures ; Ts'' = série de taches basales de l'ombre terminale sur les ailes antérieures.

(Extrait de WAGENER, 1959-61, Zoologia, No. 108, Stuttgart).

Pour l'auteur, il est d'autant plus incompréhensible que HIGGINS 1969 ait essayé – quasi désespérément – de qualifier certains exemplaires de *lachesis* et *galathea* d'«intermédiaires» en écrivant : «Des individus à caractères intermédiaires, bien que peu fréquents, ont été trop souvent observés pour pouvoir être classés comme hybrides accidentels : on peut peut-être les considérer comme l'indice d'un passage de gènes entre les formes *galathea* et *lachesis*». Il y a là une conclusion erronée à laquelle on ne peut arriver que si l'on n'est pas suffisamment familiarisé avec la variabilité individuelle et géographique des *Melanargia*. Les lépidoptéristes domiciliés sur place voyaient bien plus clair. GAILLARD 1959 : 85 relevait expressément l'énorme variabilité individuelle de *galathea* à St-Laurent de Carnols (Gard) et de *lachesis* à Lafoux (Gard). VARIN 1948-1953 a également constaté et exposé tout à fait correctement la variation individuelle et géographique de *galathea* et de *lachesis* en France. L'auteur du présent travail soupçonne presque que HIGGINS en revanche considère l'existence d'une variation clinale chez *galathea* et *lachesis* dans les Pyrénées-Orientales comme indice d'une isolation sexuelle incomplète des deux espèces. En effet, l'exemplaire figuré à la Pl. III, Fig. 2 est désigné comme *galathea* «intermédiaire». Or, il s'agit clairement d'un *lachesis* mâle, typique du versant sud des Pyrénées-Orientales. De telles erreurs d'interprétation par ignorance de la situation réelle ne constituent pas une base dont on puisse tirer une conclusion aussi importante que l'identité de *lachesis* et de *galathea* comme espèce. L'auteur ne connaît pas d'hybrides véritables et pas non plus de population comprenant un pourcentage élevé d'intermédiaires entre *galathea* et *lachesis*, même pas dans les zones de contact (*).

Lorsque HIGGINS 1969 : 89 écrit : «Des caractères de transition étaient très communs chez *galathea*, consistant en une extension distale de la partie blanche de la cellule des ailes antérieures jointe à une réduction des dessins noirs des postérieures, particularité spécialement visible sur le dessous», il ne décrit pas autre chose que l'aspect parfaitement normal des populations françaises de *galathea* à l'ouest du Rhône, lesquelles sont pratiquement identiques à celles d'Allemagne centrale. Il est donc faux que «ces variations n'ont été observées que sur les limites des aires géographiques ou dans leur voisinage immédiat». Les exemplaires figurés par HIGGINS 1969 aux Pl. III et IV sont nettement des *galathea paludosa* pour les Fig. 1, 5, 6 et 8, des *galathea galathea* pour la Fig. 4, *lachesis*

(*) L'auteur du présent article s'occupe du genre *Melanargia* depuis plus de 30 ans ; il a examiné en plus des quelque 20.000 exemplaires de sa propre collection spéciale plus de 50.000 exemplaires de collections publiques et privées, y compris celles du British Museum (Natural History).

PLANCHE I



Fig. 1. *Melanargia galathea* L.
Œuf, vue latérale.
Basse-Autriche.



Fig. 2. *Melanargia galathea* L.
Œuf, vue latérale.
Ardèche, près Vallon Pont d'Arc.



Fig. 3. *Melanargia lachesis* HBN.
Œuf vue latérale.
Espagne, Costa Brava.



Fig. 4. *Melanargia lachesis* HBN.
Œuf vue latérale.
Hérault, près St. Martin des Londres.



Fig. 5. *Melanargia galathea* L.
Partie de la paroi latérale de l'œuf.
Ardèche, près Vallon-Pont d'Arc.

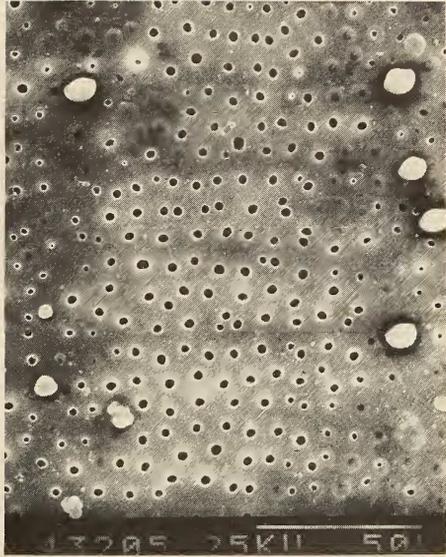


Fig. 6. *Melanargia lachesis* Hbn.
Partie de la paroi latérale de l'œuf.
Hérault, près St. Martin des Londres.

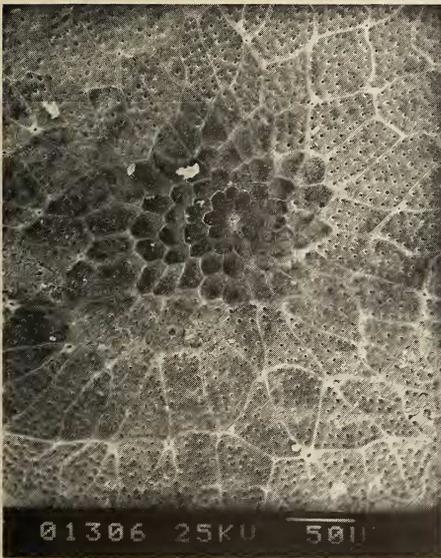


Fig. 7. *Melanargia galathea* L.
Région du micropyle de l'œuf.
Ardèche, près Vallon-Pont d'Arc.

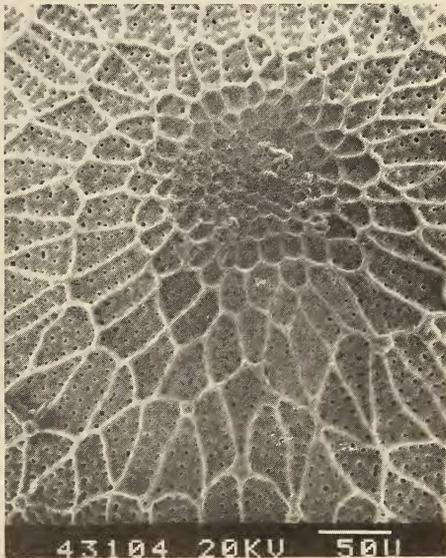


Fig. 8. *Melanargia lachesis* Hbn.
Région du micropyle de l'œuf.
Espagne, Costa Brava.

lachesis pour la Fig. 3 et *lachesis olaria* RIBBE pour la Fig. 2. La Fig. 7 représente une forme de *galathea* qui présente un élargissement des éléments marginaux foncés du dessin, caractéristique des populations espagnoles de *galathea*.

De même, ce que dit HIGGINS dans HIGGINS & HARGREAVES 1983 : 193 sur *lachesis* : «At frontier areas between *lachesis* and *galathea*, f. *duponti*, with characters somewhat intermediate, is not rare» se fonde sur une idée préconçue et non pas sur la réalité. *M. galathea* f. *duponti* REVERDIN 1907 est un nom pour les exemplaires de *galathea* chez qui manque la bande proximale dans la cellule discale et la bande distale dans les champs 4 et 5 à la face supérieure de l'aile postérieure, caractère fréquent partout chez *galathea*, aussi en Allemagne et en Calabre, et nullement restreint aux zones de contact avec *lachesis*, comme cela ressort du reste également de la description de REVERDIN.

De même, le caractère «unh. grey discal band narrow on costa» (HIGGINS & HARGREAVES 1983) en tant que caractéristique de *lachesis* par rapport à *galathea* est totalement impropre, étant l'un des caractères les plus variables chez les deux espèces. Il n'est pas juste non plus de caractériser *galathea* comme le fait HIGGINS dans HIGGINS & HARGREAVES 1983 : 238 par «Upf. cell clear white, not crossed by a black bar». La bande proximale qui forme cette barre transversale est parfaitement présente dans la cellule, mais le caractère en règle générale typique pour *galathea* est que l'espace intermédiaire entre la barre proximale et la bande distale comprenant aussi la ligne discoïdale foncée est rempli d'une couleur brun noir. Ce caractère ne s'applique cependant pas à *galathea* seulement, mais aussi à *lachesis* et aux espèces d'Asie Mineure et d'Asie occidentale *syriaca* OBERTHÜR, *meda* GRUM-GRSHIMAILO, *evartianae* WAGENER et *teneates* MENETRIES. Chez *galathea*, la bande proximale au milieu de la cellule n'est pas rare ; chez *lachesis* et *teneates*, elle est en règle générale rapprochée de la nervure discoïdale, de sorte qu'elle donne l'impression d'être interrompue. Cela se remarque spécialement sur la face inférieure de l'aile antérieure.

Après ces explications, il n'y a plus besoin de contester en détail l'exposé de HIGGINS 1975 : 257. Remarquons simplement encore que les genitalia mâles des espèces du genre *Melanargia* présentent de façon générale de très fortes variations individuelles et que seules des séries de préparations génitales permettent de se rendre compte de l'ensemble des caractères typiques pour une espèce. Les formes de valves figurées par HIGGINS 1975 : 256 illustrent bien les différences entre *galathea*, *lachesis* et *lucasi* RAMBUR.

4. Différences dans les premiers stades de *galathea* et de *lachesis*

Il nous reste encore à parler du travail de TILLEY 1983. L'auteur du présent article a lui aussi observé les 2. et 3.7.1978 le long de la route D 26 entre Castries et St-Mathieu de Trévières des *lachesis* en grand nombre au bord de la route, et de même au Bois de Pous sur la D 107 E.

Le comportement décrit par TILLEY est valable pour toutes les espèces du genre *Melanargia*. Les œufs de ces espèces sont impossibles à distinguer à l'œil nu ; même au stéréomicroscope (binoculaire), les différences ne sont pas faciles à voir. Les images obtenues au microscope électronique à balayage montrent en revanche bien les différences : L'œuf de *galathea* ne présente une sculpture réticulaire que dans sa partie supérieure, celui de *lachesis* en revanche a une sculpture noduleuse ressemblant à un filet qui s'étend à toute la surface de l'œuf. De même, il existe des différences dans la région du micropyle, ainsi que dans la structure de la paroi de l'œuf, dans la partie médiane de celui-ci (cf. WAGENER 1984 et Planches I et II).

L'auteur ne peut pas confirmer que la chenille néonate en règle générale mange la coque de son œuf jusqu'à la base. Tant HESSELBARTH (communication verbale) que l'auteur n'ont toujours constaté, dans tous leurs élevages des espèces les plus différentes de *Melanargia*, que la chenille néonate découpe sur tout le tour la partie supérieure du chorion, la détachant de la partie médiane sans manger la moindre partie de celui-ci : la partie supérieure (couvercle) tombe tout simplement au moment où la chenille émerge de l'œuf.

Toutes les autres observations de TILLEY correspondent à celles de l'auteur. On aurait toutefois tort de conclure de cette similitude entre les premiers stades de *galathea* et de *lachesis* qu'il s'agit de la même espèce. En effet, premièrement les coques des œufs des deux espèces sont nettement différentes de façon constante, et deuxièmement, à l'exception des sculptures de ces coques, il n'y a aucune différence entre les chenilles et les chrysalides de *galathea*, *syriaca*, *larissa*, *grumi* STANDFUSS et *titea* KLUG, du moins à l'examen macroscopique et microscopique. Si l'on voulait suivre TILLEY, tous ces taxons seraient également des sous-espèces de *galathea*.

Modifiant la phrase finale de TILLEY 1983 : 11, l'auteur ne peut que conclure : Il est raisonnable que redisparaisse le plus tôt possible de la littérature lépidoptérologique l'opinion que *galathea* et *lachesis* seraient une seule et même espèce !

Remerciements

L'auteur remercie Monsieur Emmanuel DE BROS qui a traduit son manuscrit en français. A Monsieur le Professeur C. NAUMANN, Université de Bielefeld, qui a permis à son assistante, M^{lle} Renate FEIST, de faire les micrographes d'un microscope électronique, va sa plus vives reconnaissance, ainsi qu'à M^{lle} FEIST. Il adresse enfin ses chaleureux remerciements à Monsieur le Docteur R. MAZEL pour ses observations.

Littérature

- DUFAY, C. & MAZEL, R. 1981. Les Lépidoptères des Pyrénées-Orientales. Supplément à la faune de 1961. – Vie et Milieu, 1981, **31** (2) : 183-191. Banyuls-sur-Mer.
- GAILLARD, R. 1959. Grypocères et Rhopalocères du Gard. Des Hautes Cévennes à la mer. Races et habitat. (suite) – Alexanor, **1** (3) : 81-86.
- GÓMEZ BUSTILLO, R. M. & RUBIO, F. F. Mariposas de la Peninsula Iberica, **2**, Rhopaloceros II. Madrid.
- HIGGINS, L. G. 1969. Observations sur les *Melanargia* dans le midi de la France. – Alexanor, **6** (2) : 85-90, Pl. III, IV.
- HIGGINS, L. G. 1975. The classification of European Butterflies. Collins, London. 320 p, 402 fig.
- HIGGINS, L. G. & RILEY, N. D. 1970. A Field Guide to the Butterflies of Britain and Europe. 1st edn. 1980 : 4th edn. Collins, London.
- HIGGINS, L. G. & RILEY, N. D. 1971. Die Tagfalter Europas und Nordwestafrikas. Ein Taschenbuch für Biologen und Naturfreunde. Deutschsprachige Bearbeitung von Dr. Walter Forster. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- HIGGINS, L. G. & HARGREAVES, B. 1983. The Butterflies of Britain and Europe. William Collins & Sons Ltd, London. 256 p.
- HÜBNER, J. 1790. Beiträge zur Geschichte der Schmetterlinge. Band 2, Theil 3.
- LINNAEUS, C. 1758. Systema naturae. Regnum animale. Editio decima. Leipzig.
- MANLEY, W. B. & ALLCARD, H. G. 1970. A Field Guide to the Butterflies and Burnets of Spain. Hampton, Middlesex.
- REVERDIN, J. L. 1927. Aberrations de Lépidoptères. – Bull. Soc. lépid. Genève, **5** : 174-180.
- TILLEY, R. J. D. 1983. Rearing *Melanargia galathea* (L.) and *M. lachesis* (HUEBNER) (Lepidoptera : Satyridae). – Entomologist's Gazette, **34** : 9-11.
- VARIN, G. 1948-1950. Contribution à l'étude des Satyridae de France et du Nord de l'Afrique. – Revue fr. Lépidopt., **9** : 395-398, **11** : 9-15, **12** : 341-347. (Suite).
- WAGENER, S. 1984. Struktur und Skulptur der Eihüllen einiger *Melanargia*-Arten (Lepidoptera, Satyridae). – Andrias, **3** : 73-96, 65 Abb., 1 Tabelle.